

УДК 575.174.015.3

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.), РАСПОЛОЖЕННЫХ НА СЕВЕРНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА ВИДА

О. М. Федоренко, М. В. Зарецкая, О. Н. Лебедева, А. Ф. Титов

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Обсуждается вопрос об уровне генетического разнообразия периферических популяций. Представлены результаты изучения генетической изменчивости природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (на основе микросателлитных маркеров), находящихся на северной периферии ареала вида. Предполагается, что высокий популяционный полиморфизм *A. thaliana* в северной части его ареала скорее всего связан с жесткими экологическими условиями произрастания и представляет основу адаптационных процессов. Полученные данные дополняют существующие представления о генетическом полиморфизме краевых популяций.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana* (L.), генетическое разнообразие, микросателлитные маркеры, северная периферия ареала вида, краевые популяции.

**O. M. Fedorenko, M. V. Zaretskaya, O. N. Lebedeva, A. F. Titov.
GENETIC DIVERSITY OF *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) NATURAL
POPULATIONS IN THE NORTHERN PART OF THE SPECIES RANGE**

The study is focused on the extent of the genetic diversity of marginal populations. The level of genetic variability in natural populations of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. occupying the northern part of the species' range was evaluated (microsatellite markers were used). The high population polymorphism of *A. thaliana* in the northern part of its range is most likely connected with adverse environmental conditions. The findings amplify existing ideas about marginal populations' genetic polymorphism.

Key words: *Arabidopsis thaliana* (L.), genetic diversity, microsatellite markers, northern part of the species range, marginal populations.

Введение

Генетическое разнообразие является основой адаптационных и эволюционных изменений в популяциях и вместе с тем выступает одним из важнейших факторов их устойчивости [Алтухов, 2003; Хедрик, 2003]. Поэтому вопросы о роли генетического полиморфизма и механизмах поддержания этого вида изменчивости составляют одну из центральных проблем

популяционной генетики. Также к числу широко обсуждаемых относится и вопрос о величине популяционно-генетического разнообразия в центре и на периферии ареалов видов. Ранее, основываясь на результатах изучения хромосомной и морфологической изменчивости, исследователи склонялись к мнению, что степень полиморфизма почти всегда убывает по мере приближения к границе видового ареала и что периферические популяции зачастую

Таблица 1. Показатели генетического разнообразия в популяциях *A. thaliana*

Популяция	Географические координаты, с. ш.	P _{95%} , %	P _{99%} , %	Нехр
RAPD-анализ, карельские популяции [Федоренко и др., 2011]				
Климецкий	61°49'	44,63	47,93	0,164 ± 0,018
Царевичи	62°01'	48,76	48,76	0,170 ± 0,017
Косалма	62°01'	29,75	36,36	0,110 ± 0,016
Шуйская	62°00'	34,71	39,67	0,121 ± 0,016
Радколье	62°05'	56,20	66,12	0,205 ± 0,017
Кончезеро	62°08'	17,36	23,97	0,048 ± 0,010
Среднее		38,57	43,80	0,136 ± 0,016
Медвежьегорск	62°55'	14,88	33,06	0,063 ± 0,018
Аллозимный анализ				
Карельские популяции [Федоренко и др., 2001]	61°16' – 62°12'	35,00	43,70	0,124 ± 0,056
Британские популяции [Abbott, Gomes, 1989]	54°00'	–	16,50	0,055
Самоопылители, среднее по 33 видам [Hamrick et al., 1979]	–	–	18,99	0,058

Примечание. P_{95%} и P_{99%} – доля полиморфных локусов при 95%-м и 99%-м критериях соответственно; Нехр – ожидаемая гетерозиготность.

мономорфны [Dobzhansky, 1951; Carson, 1958; Майр, 1968]. Появление и широкое применение метода электрофореза белков не только позволило выявить в природных популяциях существование огромной генетической изменчивости, но и по-иному рассматривать ее распределение по территории ареала. Так, Левонтин, учитывая высокую нестабильность условий существования на периферии ареала, подчеркивал: «...в разное время отбираются совершенно разные генотипы. Не удивительно, что генная гетерозиготность здесь высокая...» [Левонтин, 1978].

Территория Карелии является северной границей ареала распространения многих видов растений, включая арабидопсис (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) – модельный объект генетических исследований. Самые северные его популяции известны в Карелии на широте 62°55', в Норвегии – 67°20'. Условия произрастания растений на северной границе ареала вида являются экстремальными из-за резких колебаний температур, дефицита тепла летом и холодных зим, значительной изменчивости фотопериодических условий. В таких условиях среды под влиянием естественного отбора неизбежно происходят изменения в распределении аллельных частот, связанные с разной приспособленностью генотипов.

Ранее с помощью аллозимного и RAPD анализов нами была изучена генетическая вариабельность более 10 природных популяций арабидопсиса северной части ареала вида [Федоренко и др., 2001; Федоренко, Грицких, 2008; Федоренко и др., 2011], расположенных вдоль широтного градиента (61°16' – 62°55' с. ш.) на

протяжении примерно 200 км. В результате было выявлено значительное генетическое разнообразие северных природных популяций, более чем в два раза превышающее уровень изменчивости популяций этого вида в центре ареала (Англия, 54°00' с. ш.) [Abbott, Gomes, 1989], а также превышение средних значений популяционных характеристик других самоопыляющихся видов растений [Hamrick et al., 1979] (табл. 1). Столь высокий популяционный полиморфизм не типичен для самоопыляющихся видов растений. Поэтому предполагается, что значительный уровень генетического разнообразия арабидопсиса в северной части его ареала связан с жесткими экологическими условиями произрастания, в которых естественный отбор может быстро менять свое направление [Левонтин, 1978; Schwartz et al., 2003; Stenøien et al., 2005]. Однако самая северная популяция арабидопсиса, находящаяся в районе Медвежьегорска, проявила значительно более низкий уровень изменчивости (RAPD-анализ) по доле полиморфных локусов (P_{95%} = 14,88 %) и ожидаемой гетерозиготности (N_{ехр} = 0,063) по сравнению со средними значениями этих параметров для популяций, расположенных почти на 200 км южнее (P_{95%} = 38,58 %; N_{ехр} = 0,136).

Тем не менее и в группе данных популяций наблюдаются заметные колебания значений показателей уровня изменчивости (см. табл. 1). Значительное сокращение генетического разнообразия в некоторых из исследованных популяций, в том числе в самой северной, может свидетельствовать о более сильном давлении отбора, который приводит к выживанию относительно немногих, наиболее приспособленных к неблагоприятным условиям среды генотипов.

Для более точного понимания механизмов адаптации растений и выяснения причин повышенного генетического разнообразия популяций на границе ареала необходимо провести сравнительное изучение северных и близлежащих более южных популяций *A. thaliana*. Так, популяции арабидопсиса на островах Ладожского озера расположены южнее популяций бассейна Онежского озера примерно на 300 км. В связи с этим в данной работе представлены результаты сравнительного изучения генетического разнообразия природных популяций *A. thaliana*, расположенных на северной периферии ареала вида, в бассейне Онежского озера, и несколько южнее, на островах Ладожского озера, с помощью микросателлитных локусов, которые широко применяются в последнее время в качестве генетических маркеров. Эти локусы в большом количестве рассеяны по геному (сотни тысяч локусов), локализованы в основном в некодирующих участках генома и, следовательно, должны быть селективно нейтральными; к тому же они позволяют учитывать гетерозиготы. Высокая скорость спонтанного мутирования, большое аллельное разнообразие и гетерозиготность сделали микросателлиты во многих отношениях идеальными маркерами для анализа популяционной структуры и оценки филогенетических взаимоотношений между популяциями [Никитина, Назаренко, 2004].

Материалы и методы

Растения *A. thaliana* протестированы по семи микросателлитным динуклеотидным локусам: АТНСТР1, nga59, nga111, nga162, nga168, nga172 и nga225 [Bell, Ecker, 1994] из семи карельских популяций, три из которых относятся к бассейну Онежского озера (Царевичи, Радколье, Медвежьегорск) и четыре находятся на островах Ладожского озера (Валаам, Самматсаари, Пиени-Сартосари и Маркатсимансаари). Популяция Радколье также находится на острове (Радколье), а Царевичи и Медвежьегорск – на материке, и названы в соответствии с близлежащими населенными пунктами.

Геномная ДНК была выделена СТАБ-методом [Möller et al., 1992] из листьев взрослых растений. Выборка составила 20 растений из каждой популяции. Праймеры («Синтол», Россия) для ПЦР-амплификации указанных локусов сконструированы Беллом и Эке [Bell, Ecker, 1994]. Для проведения ПЦР использовали смеси для ПЦР Master (2x) («Helicon», Россия). Реакцию проводили по следующей программе: первичная денатурация при 94 °С – 2 мин, ампли-

фикация в течение 40 циклов (94 °С – 50 сек, отжиг праймеров 50 сек при 58 °С, синтез – 50 сек при 72 °С); элонгация – 10 мин при 72 °С. Продукты амплификации использовали для фрагментного анализа на CEQ 8000 («Beckman Coulter», США). Размеры фрагментов ДНК (количество пар нуклеотидов) определяли с помощью автоматизированной системы генетического анализа «Genome Lab™ GeXP», где в качестве шкалы был использован маркер размера DNA size standart kit-600 («Beckman Coulter», США). Число динуклеотидных повторов каждого аллеля определяли путем сравнения полученного размера ПЦР-продукта с величиной его у лабораторной линии Col-0, число повторов которой установлено [Bell, Ecker, 1994].

Статистическую обработку полученных результатов проводили, используя стандартные подходы, принятые в популяционно-генетических исследованиях [Животовский, 1983], и методы вариационной статистики [Зайцев, 1984]. Уровень генетического разнообразия популяций определяли с помощью следующих показателей: доли полиморфных локусов при 99%-м критерии ($P_{99\%}$) и гетерозиготности наблюдаемой ($H_{об}$) и ожидаемой (H_{exp}).

Исследование выполнено с использованием приборно-аналитической базы Центра коллективного пользования научным оборудованием Института биологии КарНЦ РАН.

Результаты и обсуждение

В целом в результате проведенного исследования было выявлено 42 аллеля по семи микросателлитным локусам в карельских популяциях *A. thaliana*. Количество аллелей на локус в популяциях варьировало от 2 (nga 168) до 10 (nga 59). Распределение аллелей по каждому локусу представлено на рисунке (размер аллеля выражен в количестве динуклеотидных повторов). Во всех популяциях наименьшее варьирование числа повторов показали локусы с небольшой величиной аллеля (10–20 повторов в среднем по популяциям) – АТНСТР1, nga162 и nga168. Значения варианты и ожидаемой гетерозиготности этих локусов даны в таблице 2. Наибольшее разнообразие показали крупные локусы nga59, nga111, nga172 и nga225 (в среднем около 30 повторов и более) (см. табл. 2). Полученные результаты легко объяснимы, так как вероятность ошибки репликации выше для более длинной нуклеотидной последовательности, и согласуются с выводами, сделанными другими исследователями [Levinson, Gutman, 1987; Wolf et al., 1991; Innan et al., 1997].

Таблица 2. Генетическая вариабельность по 7 микросателлитным локусам в карельских популяциях *A. thaliana*

Локус	Бассейн Онежского озера			Острова Ладожского озера		
	Среднее*	Варианса*	$H_{ок}$	Среднее*	Варианса*	$H_{ок}$
АТНСТ1	7,00	4,00	0,035	10,00	2,00	0,072
nga59	33,57	190,62	0,309	39,86	127,81	0,193
nga111	37,60	590,80	0,233	24,50	60,70	0,225
nga162	7,33	6,33	0,213	6,00	2,00	0
nga168	21,50	12,50	0	21,50	12,50	0,118
nga172	19,00	103,00	0,126	30,33	140,27	0,208
nga225	15,20	20,70	0,222	28,40	155,30	0,219
Среднее	20,17	132,56	0,163	22,94	71,51	0,148

Примечание. * – среднее и варианса представлены числом единиц динуклеотидных повторов ДНК.

Таблица 3. Показатели генетического разнообразия в карельских популяциях *A. thaliana*

Популяция	A	$P_{99\%}$, %	H_{exp}	H_{ob}
Бассейн Онежского озера				
Медвежьегорск	1,14	14,3	0,008	0
Радколье	3,00	85,7	0,451	0,070
Царевичи	1,29	28,6	0,029	0,023
Среднее	1,81	42,9	0,163	0,031
Бассейн Ладожского озера				
Валаам	3,00	85,7	0,420	0,051
Самматсаари	1,14	14,3	0,038	0
Пиени-Сартосари	1,71	28,6	0,095	0,022
Маркатсимансаари	1,43	28,6	0,037	0,008
Среднее	1,82	39,3	0,148	0,020

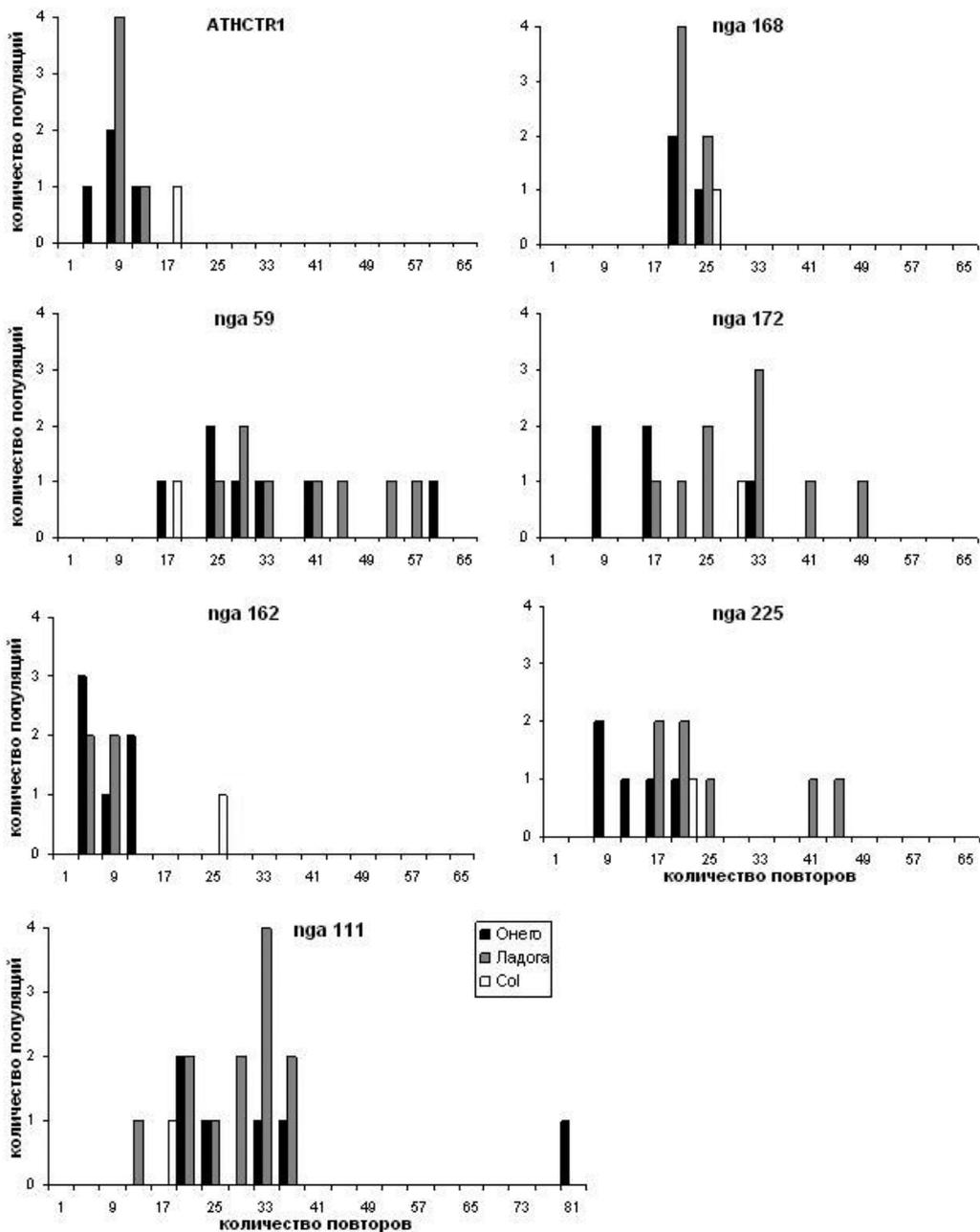
Примечание. A – число аллелей на локус; $P_{99\%}$ – доля полиморфных локусов при 99%-м критерии; H_{exp} и H_{ob} – ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность.

На основании частот аллелей микросателлитных локусов рассчитаны основные показатели уровня генетического разнообразия карельских популяций *A. thaliana* (табл. 3). Были выявлены популяции с высоким уровнем разнообразия и с незначительным, как среди популяций бассейна Онежского озера, так и среди популяций Ладожских островов. В популяциях бассейна Онежского озера наиболее полиморфна островная популяция Радколье ($A = 3,0$; $P_{99\%} = 85,7\%$; $H_{exp} = 0,451$; $H_{ob} = 0,070$), показавшая ранее максимальный полиморфизм и по RAPD-маркерам ($P_{99\%} = 56,2\%$; $H_{exp} = 0,205$). В группе популяций островов Ладожского озера наибольшее разнообразие выявлено на Валааме ($A = 3,0$; $P_{99\%} = 85,7\%$; $H_{exp} = 0,420$; $H_{ob} = 0,051$); его уровень почти совпадает с уровнем полиморфизма в популяции Радколье. Повышенное разнообразие этих двух островных популяций не соответствует традиционным представлениям о генетической структуре изолированных популяций, в которых важными факторами распределения частот алле-

лей являются ослабление миграционных процессов и случайный дрейф генов. Подобные микроэволюционные факторы способствуют снижению уровня генетического разнообразия и способны привести к формированию уникальных особенностей генофонда популяций [Хедрик, 2003].

Неожиданно высокое генное разнообразие популяций Радколье и Валаам можно объяснить уникальными природными особенностями островов. Наличие скальных обнажений и шунгитовых пород обусловило своеобразие микроклиматических и почвенных условий острова Радколье. Вероятно, вследствие этого растительность здесь представлена очень большим числом видов – 125, включающим целый ряд редких для территории Карелии [Кузнецов, 1993]. Остров Валаам имеет многочисленные скальные обнажения и характеризуется тектоническим сильно расчлененным типом рельефа, который напоминает вогнутую чашу с более высоким краем на севере [Свириденко, Светов, 2008]. Такая форма рельефа влияет на особенности микроклимата острова. Озеро также играет огромную роль в формировании климата. Размеры острова (28 кв. км) позволяют поддерживать значительную разницу температур: суши в центре острова, с одной стороны, и окружающей остров воды, с другой. В результате формируются уникальные природно-климатические условия. По сравнению с г. Петрозаводском на Валааме значительно теплее, т. к. меньше воздушных масс с Арктики достигают острова, но больше – с Атлантического океана. Летом на Валааме больше солнечных дней, чем на материке, а зимой – безморозных. Вероятно, по этой причине здесь произрастает более половины всех растений, которые встречаются в Карелии, – 495 видов высших растений, не считая интродуцентов. Из них 64 вида занесено в Красную книгу Карелии, а два вида – в Красную книгу России [Кравченко, Крышень, 1995].

В популяциях бассейна Онежского озера микросателлитный анализ позволил выявить более высокий уровень генетического разнообразия по сравнению с RAPD [Федоренко, Грицких, 2008] только в популяции Радколье, а Царевичи и Медвежьегорск показали меньшее разнообразие (табл. 3). Подобное сравнение в популяциях бассейна Ладожского озера сделать нельзя, поскольку генетическая структура их впервые исследуется с применением микросателлитного анализа. В среднем величина генетического разнообразия исследованных популяций оказалась несколько выше в популяциях бассейна Онеж-



Распределение числа повторов по каждому из семи микросателлитных локусов в природных популяциях *A. thaliana* бассейнов Онежского и Ладожского озер (число повторов лабораторной линии Col-0 по данным [Innan et al., 1997]).

ского озера, хотя как среди них, так и среди популяций островов Ладожского озера встречались и высокополиморфные (Радколье и Валаам), и низкополиморфные (Медвежьегорск и Самматсаари) популяции.

В целом проведенное исследование привело к интересным результатам, которые согласуются с работой норвежских ученых, изучавших популяции арабидопсиса Скандинавии по микросателлитным локусам [Stenøien et al., 2005]. Популяции расположены в тех же

широтах, что и карельские, при этом среди них также были обнаружены высокополиморфные, низкополиморфные и даже мономорфные популяции. В Скандинавии доля полиморфных локусов варьировала от 4 до 60 %, а ожидаемая гетерозиготность – от 0,01 до 0,21. По мнению авторов, полученные результаты позволяют предположить постледниковую колонизацию полуострова множеством различных предков *A. thaliana*. Возможно, этот же процесс явился причиной таких боль-

ших различий в величине генетического разнообразия карельских популяций. Кроме того, микросателлиты, как некодирующие локусы, имеют свои особенности микроэволюции у инбредных видов, к которым относится арабидопсис. В популяциях инбредных видов снижение уровня изменчивости может быть связано с уменьшением их численности, вплоть до вымирания, в результате таких эффектов, как «хитч-хайкинг», фоновый отбор, дрейф генов, которые являются следствием существенной подразделенности и пониженной частоты рекомбинации этих видов [Stenøien et al., 2005]. Однако в среднем величина полиморфизма по микросателлитным маркерам достаточно высока (Онего: $A = 1,81$; $P_{99\%} = 42,9\%$; $H_{exp} = 0,163$; $H_{ob} = 0,031$; Ладога: $A = 1,82$; $P_{99\%} = 39,3\%$; $H_{exp} = 0,148$; $H_{ob} = 0,020$). Популяции бассейна Онежского озера показали небольшое превышение значений показателей доли полиморфных локусов и гетерозиготности наблюдаемой и ожидаемой по сравнению с популяциями островов Ладожского озера. В связи с этим мы склонны придерживаться предыдущей версии объяснения результатов исследования: высокий популяционный полиморфизм *A. thaliana* в северной части его ареала скорее всего связан с жесткими экологическими условиями произрастания и представляет основу адаптационных процессов. Значительное генетическое разнообразие является в данном случае необходимой предпосылкой для выживания популяций в экстремальных и нестабильных условиях.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (13-04-98838-р_север_а).

Литература

- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
- Животовский Л. А. Статистические методы анализа частот генов в природных популяциях // Итоги науки и техники. Общая генетика. М.: ВИНТИ, 1983. Т. 8. С. 76–104.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Кузнецов О. Л. Флора и растительность кижских шхер // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 107–141.
- Кравченко А. В., Крышень А. М. Материалы к флоре и растительности Западного архипелага в Ладожском озере // Флористические исследования в Карелии. Вып. 2. Петрозаводск, 1995. С. 85–111.
- Левонтин Р. С. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 338 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Никитина Т. В., Назаренко С. А. Микросателлитные последовательности ДНК человека: мутационный процесс и эволюция // Генетика. 2004. Т. 40, № 10. С. 1301–1318.
- Свириденко Л. П., Светов А. П. Валаамский силл габбро-долеритов и геодинамика котловины Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 123 с.
- Федоренко О. М., Савушкин А. И., Олимпиенко Г. С. Генетическое разнообразие природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в Карелии // Генетика. 2001. Т. 37, № 2. С. 223–229.
- Федоренко О. М., Грицких М. В. Генетическое разнообразие природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. на северной границе его ареала: RAPD-анализ // Генетика. 2008. Т. 44, № 4. С. 496–499.
- Федоренко О. М., Грицких М. В., Топчиева Л. В., Лебедева О. Н. Сравнительный анализ генетической структуры природных популяций двух видов растений *Arabidopsis* с разной степенью панмиксии // Генетика. 2011. Т. 47, № 4. С. 508–515.
- Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.
- Abbott R. J., Gomes M. F. Population genetic structure and outcrossing rate of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Heredity. 1989. Vol. 62. Part 3. P. 411–418.
- Bell C. J., Ecker J. R. Assignment of 30 microsatellites to the linkage map of *Arabidopsis* // Genomics. 1994. Vol. 19. P. 137–144.
- Levinson G., Gutman G. A. Slipped-strand mispairing: a major mechanism for DNA sequence evolution // Mol. Biol. Evol. 1987. Vol. 4. P. 203–221.
- Carson H. L. The population genetics of *Drosophila robusta* // Advan. Genet. 1958. Vol. 9. P. 1–40.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species, 3d ed., rev. Columbia, New York, 1951. 353 p.
- Hamrick J. L., Linhart I. B., Mitton J. B. Relationship between life history characteristic and electrophoretically detectable genetic variation in plants // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1979. Vol. 10. P. 173–200.
- Innan H., Terauchi R., Miyashita T. Microsatellite polymorphism in natural populations of the wild plant *Arabidopsis thaliana* // Genetics. 1997. Vol. 146. P. 1441–1452.
- Möller E. M., Bahnweg G., Sandermann H., Geiger H. H. A simple and efficient protocol for isolation of high molecular weight DNA from filamentous fungi, fruit bodies, and infected plant tissues // Nucl. Acids Res. 1992. Vol. 20, N 22. P. 6115–6116.
- Schwartz M. K., Mills L. S., Ortega Y. et al. Landscape location affects genetic variation of Canada lynx (*Lynx canadensis*) // Molecular Ecology. 2003. Vol. 12. P. 1807–1816.
- Stenøien H. K., Fenster Ch. B., Tonteri A., Savolainen O. Genetic variability in natural populations of *Arabidopsis thaliana* in northern Europe // Molecular Ecology. 2005. Vol. 14. P. 137–148.
- Wolff R. K., Plaeke R., Jeffreys A. J., White R. Unequal crossing over between homologous chromosomes is not the major mechanism involved in the generation of new alleles at VNTR loci // Genomics. 1991. Vol. 5. P. 382–384.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Федоренко Ольга Михайловна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: fedorenko_om@mail.ru.
тел.: (8142) 573107, +79114165571

Зарецкая Марина Витальевна

младший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: genmg@mail.ru
тел.: (8142) 573107

Лебедева Ольга Николаевна

зам. директора по научной работе, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: lebedeva@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 774682

Титов Александр Федорович

председатель КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.,
руководитель лаб. экологической физиологии растений
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: krcras@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769710

Fedorenko, Olga

Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: fedorenko_om@mail.ru
tel.: (8142) 573107, +79114165571

Zaretskaya, Marina

Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: genmg@mail.ru
tel.: (8142) 573107

Lebedeva, Olga

Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: lebedeva@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 774682

Titov, Alexandr

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: krcras@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769710